Caldasia 25(1) 2003: 139-152

DOMINANCIA FLORÍSTICA Y VARIABILIDAD ESTRUCTURAL EN BOSQUES DE TIERRA FIRME EN EL NOROCCIDENTE DE LA AMAZONÍA COLOMBIANA

Floristic dominance and structural variability in Tierra Firme forests in Colombian Amazonia

Álvaro Duque

Institute for Biodiversity and Ecosystem Dynamics (IBED). Universiteit van Amsterdam. Palynologie en Paleo/Actuo-ecologie. Postbus 94062. 1090 GB Amsterdam. The Netherlands. tel. + 31 20 525 7808. fax. + 31 20 525 7832. duque@science.uva.nl.; Tropenbos Colombia.

Dairon Cárdenas

Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas "Sinchi", Calle 20 No. 5-44, Bogotá D.C., Colombia.

Nelly Rodríguez

Instituto Alexander von Humboldt, Bogotá, D.C., Colombia.

RESUMEN

Se presenta un estudio de la vegetación en 3.1 ha de bosque distribuidos en 3 unidades fisiográficas: coluvios derivados de superficies de areniscas, superficies terciarias y superficies aluviales de origen de ríos amazonenses, en un área ubicada entre el río Yarí y el sector suroriental de la serranía de Chiribiquete, departamento de Caquetá, Amazonía colombiana. El número de especies de plantas vasculares con DAP $\geq$ 10 cm en parcelas de 0.1 ha osciló entre 25 y 60, mientras que la diversidad (número de especies/número de individuos) varió entre 0.31 y 0.94. Mediante un análisis de componentes principales se identificaron tres tipos estructurales de bosque, pero sin una clara relación con la variabilidad fisiográfica en el área. *Oenocarpus bataua* y *Clathrotropis macrocarpa* fueron las especies más abundantes en todas las unidades fisiográficas. De acuerdo con el análisis de coordenadas polares, las superficies terciarias y las superficies aluviales de ríos de aguas oscuras, fueron entre sí similares florísticamente, mientras que los coluvios de las mesas de areniscas muestran una ligera tendencia hacia una mayor disimilitud florística. Se concluye que los bosques de la Amazonía colombiana son tan ricos en especies como los registrados en la Amazonía ecuatoriana y peruana, aunque se aprecia una clara diferencia florística entre los bosques de tierra firme del piedemonte amazónico en Ecuador y Perú, y los bosques del norte de la Amazonía colombiana. Los resultados de este estudio apoyan la idea de que la especialización edáfica de las especies arbóreas en bosques de tierra firme bien drenada en la Amazonía noroccidental es muy baja.

Palabras clave. Amazonía colombiana, comunidades vegetales, diversidad, amazónica, riqueza de especies amazónicas.

ABSTRACT

A vegetation survey on 3.1 ha forests (DBH $\geq$ 10 cm) was carried out in three different landscape units: hard rock colluviums, tertiary sedimentary plains and alluvial terraces from Amazonian rivers. The study area is located between the Yarí

River and the southeast of the Chiribiquete sandstone, Caquetá region, Colombian Amazonia. The number of species of vascular plants with DBH ≥ 10 cm in 0.1 ha plots was between 25 and 60, and the diversity (number of species/number of individuals) showed a range between 0.31 and 0.94. A principal component analysis resulted in three different forest types, but they were not related to the physiographic units. *Oenocarpus bataua* and *Clathrotropis macrocarpa* were the most abundant species on all the physiographic units. Using polar coordinates analysis we found that tertiary sedimentary plains and upland terraces from the Amazonian rivers were floristically similar, while the hard rock colluviums showed slight differences with these. We conclude that Colombian Amazonia forests have a species richness similar to those reported in Ecuadorean and Peruvian Amazonia. Even so, there is a clear floristic difference between the tierra firme forests located on the Andean foothills in Ecuador and Peru, and those in the north of colombian Amazonia. The results in this study are in line with those claiming that tree edaphic specialization on well-drained tierra firme forests is very low.

Key words. Colombian Amazonia, diversity, amazonian, plant communities, amazonian species richness.

INTRODUCCIÓN

La variabilidad florística en las tierras bajas del neotrópico ha sido relacionada con la variación fisiográfica y edáfica (Tuomisto *et al.* 1995, Clark *et al.* 1998), la inundación por desbordamiento de los ríos (Balslev *et al.* 1987, Duivenvoorden & Lips 1993), el azar y los procesos de dispersión (Hubbell & Foster 1986), y/o la diferenciación de nichos en respuesta a la disponibilidad de luz (Denslow 1987, Svenning 2000).

La riqueza alta de especies arbóreas es una de las principales características de la Amazonía noroccidental (Valencia *et al.* 1994), y su explicación biológica es aún motivo de discusión. Factores como la mayor precipitación y fertilidad natural en los suelos han sido relacionados positivamente con el número de especies (Gentry 1988a, Clinebell *et al.* 1995). Aún así, estudios recientes concluyen que el área geográfica y el régimen de disturbio son variables muy importantes que condicionan los patrones de diversidad arbórea en la cuenca amazónica (Ter Steege *et al.* 2000). Una dinámica natural en los bosques asociada con una alta tasa de rotación de las especies, ha sido propuesta como un factor que promueve un mayor número de especies (Phillips *et al.* 1994); sin embargo, la alta diversidad arbórea ha sido también señalada en bosques con bajas tasas de rotación y dinámica (Oliviera 1997).

Estudios recientes proponen que la distribución de las especies arbóreas en la Amazonía noroccidental es bastante amplia y que la mayor abundancia de individuos (oligarquía o dominancia florística) está concentrada en un bajo porcentaje de éstas (Pitman *et al.* 1999, 2001, Burnham 2002a). Debido a esto, algunos autores consideran que la predictibilidad florística en los ecosistemas amazónicos en tierra firme es alta (Pitman *et al.* 2001, Burnham 2002a), y la diversidad Beta relativamente baja (Duivenvoorden 1995, Condit *et al.* 2002, Duque *et al.* 2002). Factores adicionales a los suelos y la dispersión como la especiación y los procesos históricos relacionados con el disturbio y la evolución, pueden ser determinantes en la definición de la riqueza, la composición florística y la abundancia relativa de las especies en una región (Ricklefs & Schluter 1993, Hubbell 2001, Duivenvoorden *et al.* 2002). Es por esto, que aunque la reducción y la síntesis de numerosa información a lo largo de unos pocos ejes que capturen la mayor variación posible en los datos es bastante útil para la interpretación de los datos en ecología, el uso de variables más simples como la abundancia que permiten dilucidar y comparar factores propios de la biología individual de las especies, se hace cada vez más relevante (Burnham 2002b).

En el medio Caquetá, se han definido tipos estructurales de bosque asociados a las principales unidades de paisaje (Duivenvoorden & Lips 1993, Duque *et al.* 2001). En estos bosques, la variabilidad estructural parece estar fuertemente controlada por el drenaje de los suelos. Bosques más bajos y con un mayor número de individuos han sido mencionados en las áreas con suelos mal drenados (pantanos y arenas blancas); bosques más altos, con menos individuos y mayor riqueza de especies, en áreas bien drenadas (plano inundable bien drenado y tierra firme). Sin embargo, la dinámica de cada tipo de bosque puede verse afectada por diferentes clases de disturbio (Urrego 1997), produciendo una matriz de bosque conformada por parches de diferente tamaño y estado de desarrollo (Denslow 1987).

En tierra firme en la Amazonía colombiana, los movimientos masivos del terreno y el efecto de vientos huracanados promueven la formación de claros; estos movimientos masivos, posiblemente estén favorecidos por la presencia de arcillolitas terciarias u horizontes argílicos cercanos a la superficie del terreno que impiden el paso del agua a través del perfil del suelo (Etter & Botero 1990). De la misma manera, la influencia del Escudo Guayanés que forma el basamento en la parte noroccidental de la Amazonía colombiana (Botero 1999), podría ser un factor importante controlando los distintos tipos de bosque (Duivenvoorden 1996). Resulta interesante por tanto, explorar en tierra firme la posible variación estructural de los bosques y si estos son producto de la variabilidad geomorfológica y/o la dinámica natural del bosque.

La Serranía de Chiribiquete fue descrita por Schultes (1944), quien proporcionó los primeros datos de vegetación y flora en la parte norte. Para el macizo central (Cerro Macuje y Valle de las Abejas) se destacan los trabajos de Estrada & Fuertes (1993) y Rangel (1995), quienes presentan una descripción de las características ambientales y un análisis de la estructura y composición florística. Cortés *et al.* (1998), caracterizaron la flora vascular para la misma zona y determinaron sus afinidades fitogeográficas. Actualmente la fundación Puerto Rastrojo adelanta la caracterización del Parque Natural Nacional Chiribiquete (datos no publicados), con el fin de producir el plan de manejo de este parque. Hasta el momento, se considera en general que la zona de Chiribiquete y toda su región geográfica aledaña ha sido muy poco estudiada (Peñuela & von Hildebrand 1999).

El presente estudio espera contribuir a la discusión y conceptualización de los patrones de distribución de las comunidades vegetales en el norte de la Amazonía colombiana y noroccidental. Las hipótesis formuladas son: 1) La riqueza y la diversidad de especies a escala local es alta de acuerdo con los registros de la Amazonía noroccidental. 2) La estructura del bosque responde uniformemente a la variabilidad fisiográfica. 3) Las especies arbóreas tienen principalmente una amplia distribución de manera aleatoria en el área de estudio. Para que sean aprobadas las hipótesis nulas planteadas, se debe dar lo siguiente: en el primer caso, se esperan valores de riqueza de especies por parcela (0.1 ha) comparables con los resultados de trabajos anteriores que en algunos casos superan las 50 especies en unidades con área de muestreo similar; en el segundo caso, no hay variabilidad estructural a lo largo del gradiente ambiental; y en el tercero, la especies más abundantes en toda el área son también las más abundantes en cada una de las unidades fisiográficas, y la composición florística es similar a lo largo de las diferentes unidades del paisaje.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio. El área de estudio está localizada entre el sector sur oriental de la serranía de Chiribiquete y el río Yarí, departamento del Caquetá, Amazonía colombiana. La zona se encuentra entre los 0º 20' latitud sur y los 0° 40' latitud norte, y entre los 72° 04' y 72° 40' de longitud oeste. Comprende parte de las cuencas de los ríos Amú, Yaruge, Yavillá, Yavillari, Cuñaré y los tramos inferiores de los ríos Mesay y Yarí (Fig. 1).

El clima del medio Caquetá se clasifica como Afi: tropical con lluvia suficiente (> 60 mm) en todos los meses y con una diferencia de temperatura menor de 5 ºC entre el mes más cálido y el más frío. El régimen de precipitación es unimodal, con un promedio anual de 3059 mm Duivenvoorden & Lips (1993). Según Jiménez & Botero (1999), el área de estudio se encuentra ubicada dentro de la subprovincia fisiográfica correspondiente a la saliente del Guaviare, Vaupés y Caquetá, con cubierta parcial fluvio-lacustre hasta fluvio-deltaica terciaria (E). Las tres principales unidades de paisaje (gran paisaje) consideradas en este estudio son: 1) Coluvios de superficies de roca dura (EM), con suelos que van desde moderadamente profundos a superficiales, drenaje de rápido a lento, bajo contenido de bases totales y alto contenido de Aluminio. 2) Superficies sobre sedimentos terciarios (EE), con suelos bien drenados, profundos y evolucionados y alta capacidad de intercambio catiónico en superficie pero altos contenidos

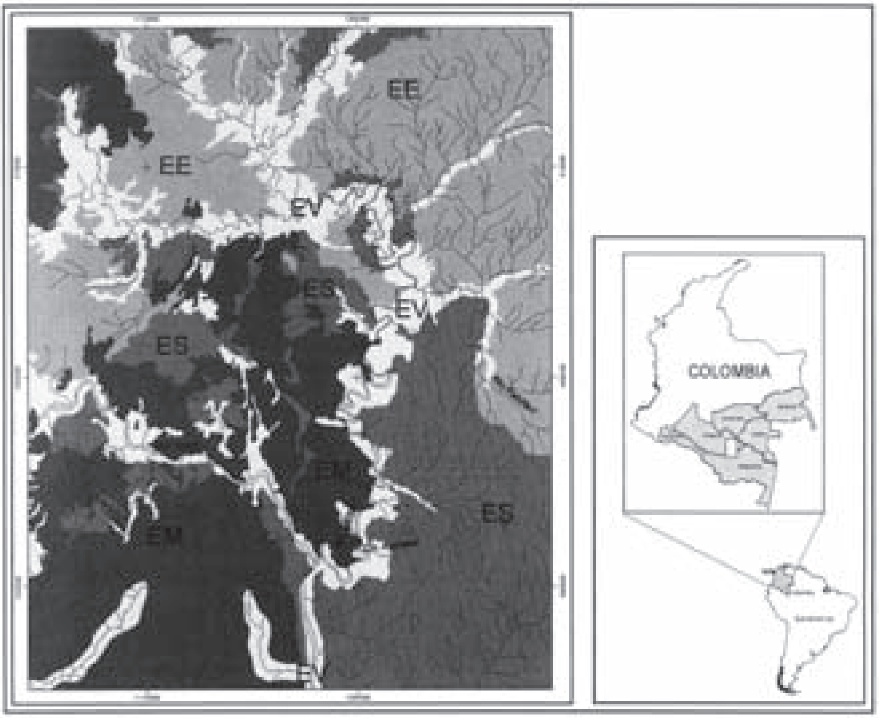

Figura 1. Área de estudio. EE: superficies sobre sedimentos terciarios. EM: Coluvios de superficie de roca dura. EV: Superficies aluviales de ríos de aguas oscuras. Adaptado de ORAM (Botero 1999).

de aluminio intercambiable en profundidad. 3) Superficies de origen aluvial de ríos amazonenses o aguas oscuras (EV), con suelos formados por sedimentos muy meteorizados provenientes de las superficies amazónicas, moderadamente profundos a superficiales, capacidad de intercambio catiónico en superficie moderada a alta, y en algunos casos con alta saturación de bases y moderada fertilidad.

Toma de información primaria. Con base en una interpretación visual de imágenes satélite Landsat T.M. (escala 1:250.000), se identificaron las diferentes unidades de paisaje y se seleccionaron las áreas de muestreo. Mediante un diseño de muestreo estratificado, considerando un número de parcelas proporcional al área, se levantaron 31 parcelas de 10 m x 100 m (1.000 m^2) en una zona comprendida entre los ríos Yarí, Mesay, Yavilla, Yavillare, Cuñaré, Amú y en las estribaciones o coluvios de la serranía de Chiribiquete. En las superficies sobre sedimentos terciarios se levantaron 16 parcelas, en las superficies de origen aluvial de ríos de aguas oscuras once y en los coluvios de roca dura cuatro. En cada parcela, a todos los individuos se les tomó información referente a diámetro a la altura del pecho (DAP ≥ 10 cm), altura total, cobertura del dosel estimada y muestra botánica, siguiendo la metodología adaptada para la caracterización florística y estructural de los paisajes del Eje Apaporis-Tabatinga (Cárdenas *et al.* 1997). A lo largo del texto se hace referencia a las especies arbóreas por ser los elementos dominantes, pero en los inventarios fueron considerados árboles y lianas. Aunque dos de estos levantamientos se localizaron sobre áreas esporádicamente inundables, fueron incluidos en los análisis florísticos. Los ejemplares botánicos fueron determinados utilizando la colección de referencia del Herbario Amazónico Colombiano (COAH), el Herbario Nacional Colombiano (COL) del Instituto de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Colombia, el herbario del Missouri Botanical Garden (MO) y el herbario del New York Botanical Garden (NY), donde se contó con la participación de diferentes especialistas botánicos. La colección botánica fue depositada en el Herbario Amazónico Colombiano (COAH).

Análisis de datos

Riqueza y diversidad de especies. Se consideró la riqueza como el número total de especies con diámetro a la altura del pecho (DAP) mayor de diez cm por unidad de área (0.1 ha) y la diversidad como la relación entre el número de especies y el número de individuos por parcela (Duivenvoorden 1996).

Tipificación estructural. Para definir los principales tipos estructurales de los ecosistemas boscosos (DAP ≥ 10 cm) en el área de estudio se tomó la información de 27 levantamientos (cuatro de ellos no fueron tenidos en cuenta por inconsistencias). Se efectuó un análisis de componentes principales (Podani 1994, Legendre & Legendre 1998) considerando las siguientes variables: número de especies por parcela (0.1 ha), altura promedio de los árboles, altura promedio de los árboles dominantes (emergentes), área basal (cm^2/0.1 ha), densidad (número de individuos), cobertura del dosel (estimada), número de individuos con DAP entre 10 y 20 cm, número de individuos con DAP entre 20 y 30 cm, número de individuos con DAP entre 30 y 40 cm, número de individuos con DAP entre 40 y 50 cm, número de individuos con DAP mayor de 50 cm, número de individuos con alturas totales entre 10 y 20 m, número de individuos con alturas totales entre 20 y 30 m, número de individuos con alturas totales mayores de 30 m (Tabla 1). Los análisis fueron efectuados con el programa SYN-TAX 5.0 (Podani 1994).

Tipificación florística. Para definir y comparar los patrones de composición y distribución arbórea (DAP ≥ 10 cm), se realizó un análisis de coordenadas polares, empleando una distancia con base en el índice de similitud de Sørensen (Legendre & Legendre 1998). Este índice da doble peso a las especies con doble presencia o comunes a ambos levantamientos (Legendre & Legendre 1998). El índice o coeficiente de Sørensen está definido como:

$$\text{Sørensen} = \quad 2a / 2a + b + c$$

Donde a: número de especies comunes o compartidas por las dos parcelas, b: número de especies exclusivas de la primera parcela , y c: número de especies exclusivas de la segunda parcela. El valor de similitud de Sørensen fue convertido a distancia restando de uno el valor de similitud (Distancia = 1 - similitud). Las parcelas con mayor semejanza florística aparacen más cercanas entre sí en un diagrama. El análisis fue efectuado con el programa SYN-TAX 5.0 (Podani 1994).

RESULTADOS

Grupos taxonómicos. Se registraron en el estrato arbóreo 604 especies de plantas vasculares con DAP ≥ 10 cm, agrupadas en 254 géneros y 63 familias, siguiendo el sistema filogenético propuesto por Cronquist

Tabla 1. Variables estructurales empleadas en el análisis de componentes principales. PN: Número de parcela. NE: Número de especies (DAP ≥ 10 cm). AP: Altura promedio. AD: Altura promedio dominantes. AB: Área basal (cm^2/0.1 ha). D: Densidad (número de individuos con DAP ≥ 10 cm)). C: Cobertura (%). D1: Número de Individuos con DAP entre 10 cm y 20 cm. D2: Número de Individuos con DAP entre 20 cm y 30 cm. D3: Número de Individuos con DAP entre 30 cm y 40 cm. D4: Número de Individuos con DAP entre 40 cm y 50 cm. D5: Número de Individuos con DAP mayor de 50 cm. A1: Número de Individuos con alturas totales entre 10 m y 20 m. A2: Número de Individuos con alturas totales entre 20 m y 30 m. A3: Número de Individuos con alturas totales mayores de 30 m.

PN	NE	AP	AD	AB	D	C	D1	D2	D3	D4	D5	A1	A2	A3
1	58	21.8	38	28675.2	74	90	68	18	9	4	1	26	38	6
2	50	20.3	28	20740.2	53	65	79	13	7	1	0	37	34	1
3	51	20.1	28	23754.1	81	65	78	15	4	3	1	45	32	2
4	36	18.4	27	19121.0	60	60	72	11	16	0	0	42	19	0
5	60	18.0	26	26704.8	98	90	75	21	3	0	1	59	31	0
6	51	16.6	27	25483.1	71	65	62	28	5	2	3	49	14	0
7	44	15.9	28	27925.8	55	60	71	14	11	0	4	40	8	0
8	30	16.6	28	26144.7	64	75	67	19	9	2	3	41	15	1
9	45	17.2	28	29034.8	74	60	70	15	8	2	6	54	15	0
11	51	18.5	27	33345.7	80	70	56	26	9	0	5	45	31	0
12	52	18.2	28	23811.0	76	65	66	21	9	4	0	45	25	1
13	49	19.7	27	26264.8	75	75	68	16	12	4	0	48	28	0
15	49	16.3	22	22900.0	73	65	69	23	5	3	0	66	7	0
16	44	17.9	24	37317.8	75	60	61	21	11	4	3	60	12	0
17	37	13.7	18	24610.9	70	60	64	21	15	0	0	58	0	0
18	45	18.3	34	36612.9	79	70	71	10	11	4	4	51	19	4
19	41	18.0	32	27888.4	79	70	66	24	7	0	0	53	22	2
20	42	15.4	22	20329.5	70	60	74	17	6	3	3	67	3	0
21	51	17.8	25	33346.0	76	75	66	16	12	3	6	63	13	0
22	53	14.4	20	28229.7	77	60	72	13	12	0	3	71	0	0
23	47	12.8	17	32815.3	101	60	70	20	8	0	2	83	0	0
25	55	13	20	20329.5	89	60	64	21	9	1	5	67	0	0
26	38	12.8	18	19594.3	72	50	81	11	4	4	0	54	1	0
27	32	14.2	24	29083.2	86	60	74	15	9	0	2	61	7	0
28	52	17	28	32029	92	65	78	11	7	2	2	73	14	0
29	44	18	27	27095.3	72	70	70	15	5	6	5	50	18	0
32	25	17.4	28	15736.6	80	75	68	17	6	5	4	58	18	0

(1981). Los grupos mejor representados corresponden a la clase Magnoliopsida con 596 especies y 61 familias. La mayor riqueza de especies se presentó en la familia Sapotaceae con 48 especies, posteriormente se encuentra Chrysobalanaceae (38), Fabaceae (36), Mimosaceae (35) y finalmente Burseraceae y Rubiaceae con 30 y 29 especies respectivamente. La clase Liliopsida estuvo representada por dos familias y nueve especies (Arecaceae con ocho especies y Strelitziaceae con una especie). El nivel de determinación fue de 68% (412) a nivel de especies determinadas plenamente, 6% determinadas a sólo nivel de familia y tres especies no determinadas.

Riqueza de especies y diversidad. El mayor número de especies encontrado en una parcela (0.1 ha) fue de 60 especies (98 individuos), localizado sobre una superficie en el plano sedimentario terciario y el menor fue 25 especies (80 individuos), localizado en los coluvios de superficies de roca dura. En cuanto a la diversidad, el mayor valor fue encontrado en una parcela sobre una terraza en superficies de origen de ríos amazonenses, con un valor de 0.94 (50 especies y 53 individuos) y el menor fue de 0.31 (25 especies y 80 individuos), que coincide con el levantamiento sobre los coluvios de roca dura anteriormente reportado. Esto significa que la primera hipótesis se acepta parcialmente, ya que las áreas sobre coluvios de roca dura no se pueden catalogar como zonas de alta diversidad.

Tipificación estructural. La segunda hipótesis se rechaza, pues se encuentran diferentes tipos estructurales en el área estudiada. Sin embargo, no existe una clara relación entre el tipo estructural y la unidad de paisaje. Según el análisis de componentes principales, el primer componente explicó el 49% de la variación total y el segundo el 15 %. Se identificaron tres tipos estructurales (Fig. 2):

Tipo estructural I: bosques bajos, con alta densidad de individuos con DAP entre 10 y 20 cm y alturas máximas de 20 m. Lo caracterizan dos levantamientos de los coluvios derivados de las superficies de arenisca o roca dura y un levantamiento sobre superficies terciarias.

Tipo estructural II: bosques altos (> 30 m), con un alto número de especies, mayor presencia de individuos en las categorías diamétricas mayores (DAP > 50 cm) y área basal considerable (lo cual supone alta biomasa). Caracterizados por levantamientos sobre superficies de origen de ríos de aguas negras y superficies sobre sedimentos del terciario.

Tipo estructural III: bosques de porte medio, con dosel a 20 m de altura en promedio y prácticamente sin individuos con alturas mayores de 30 m de altura. En este grupo estructural, aparecen levantamientos sobre las tres diferentes superficies consideradas.

Dominancia y caracterización florística. *Oenocarpus bataua* y *Clathrotropis macrocarpa* fueron las especies más abundantes en cada unidad fisiográfica y en toda el área de muestreo. *Eschweilera chartaceifolia* estuvo entre las 20 especies más abundantes en las tres unidades fisiográficas. De las 20 especies más abundantes en las superficies terciarias (EE), 11 de ellas están entre las más abundantes en alguna de las otras unidades fisiográficas consideradas (Tabla 2). El 56% de las especies estuvo representada por un solo individuo. Sólo 153 especies (25%) tuvieron tres o más individuos.

Los resultados del análisis de coordenadas polares (Fig. 3), sugieren que existen diferencias florísticas principalmente en los coluvios de superficies de roca dura; a excepción del agrupamiento de tres de los cuatro levantamientos sobre coluvios de areniscas (parte superior izquierda del diagrama de ordenación), todas las demás parcelas aparecen bastante mezcladas. Dos levantamientos sobre planos aluviales muy esporádicamente inundables, fueron ubicados en el centro del diagrama de ordenación. Lo anterior significa que en el área de estudio, los bosques de tierra

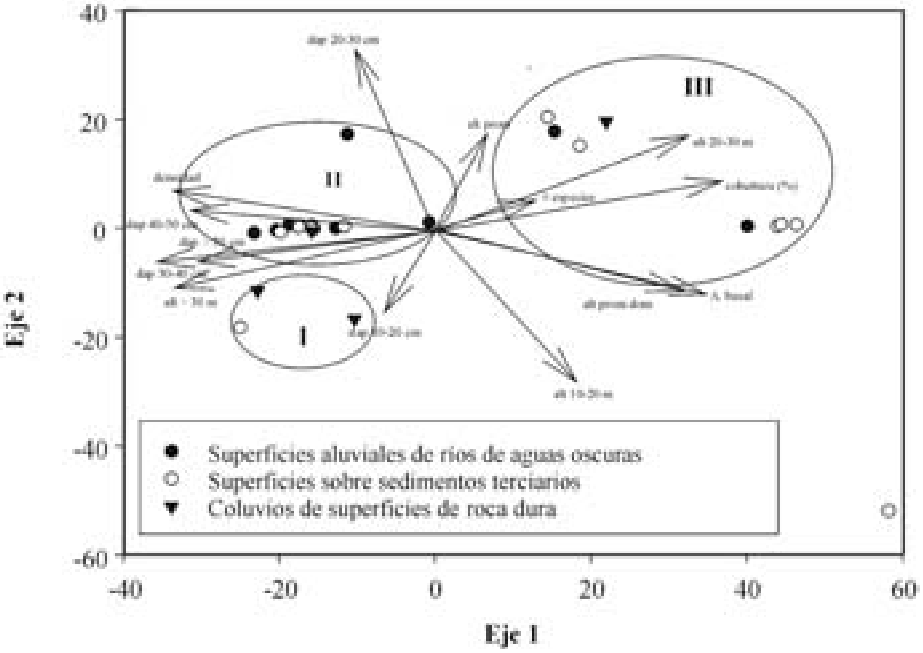

Figura 2. Tipos estructurales de los bosques en tierra firme (DAP ≥ 10 cm) según el análisis de componentes principales.

firme sobre superficies aluviales de ríos de aguas oscuras y los bosques sobre superficies de origen terciario, son similares florísticamente entre sí. En este sentido, la tercera hipótesis nula planteada se rechaza para toda el área de estudio, pero se acepta parcialmente en las áreas no inundables con suelos relativamente bien drenados.

DISCUSIÓN

Grupos taxonómicos. Las familias más importantes señaladas en este estudio son similares a las señaladas en estudios anteriores en la Amazonía colombiana. Las Leguminosae (incluídas Mimosaceae, Caesalpiniaceae y Fabaceae) se caracterizan por ser en conjunto una familia muy abundante y diversa. Sapotaceae y Chrysobalanaceae son también dos familias típicamente abundantes en inventarios florísticos de la región (Duivenvoorden & Lips 1993, Rangel 1995, Cárdenas *et al.* 1997, Duque *et al.* 2001). A pesar de tratarse de un trabajo en el que se colectó la gran mayoría del material estéril, el nivel de determinación es alto (68%). En trabajos realizados en el Perú, se menciona un 71% de determinación (Pitman *et al.* 1999) y en Colombia en zonas aledañas a este estudio en el medio Caquetá, se reporta el 51 % (Duivenvoorden 1994) y el 69% (Duque *et al.* 2001).

Riqueza y diversidad de especies. Aunque todos los suelos sobre los cuales fueron realizados estos inventarios son bastante pobres en nutrientes (Duivenvoorden & Lips 1993, Jiménez & Botero 1999), los valores de riqueza de especies son altos. La relativa mayor fertilidad en los suelos en Ecuador y Perú (Gentry & Ortiz 1993, Lips & Duivenvoorden 2001) no parece ser un factor determinante de

Tabla 2. Lista de las 20 especies (DAP ≥ 10 cm) con mayor abundancia en cada una de las unidades fisiográficas y en el área total.

Superficies sobre sedimentos terciarios		Coluvios de roca dura	
Especie (EE)	Abundancia	Especie (EM)	Abundancia
Clathrotropis macrocarpa	79	*Clathrotropis macrocarpa*	12
Oenocarpus bataua	56	*Oenocarpus bataua*	12
Eschweilera punctatai	44	*Euphorbiaceae* sp.	11
Eschweilera bracteosa	29	*Aspidosperma excelsum*	7
Eschweilera tessmannii	24	*Elaeagia maguirei*	7
Senefeldera sp.	23	*Ocotea aciphylla*	7
Hevea sp.	20	*Eschweilera alata*	6
Virola elongata	20	*Rhodognaphalopsis brevipes*	6
Eschweilera chartaceifolia	16	*Brosimun utile*	5
Eschweilera coriacea	16	*Chrysophyllum sanguinolentum*	5
Micropholis guyanensis	16	*Eschweilera chartaceifolia*	5
Tachigali paniculata	16	*Hevea nitida*	5
Osteophloeum platyspermum	15	*Pithecellobium* sp.	5
Erisma japura	12	*Virola pavonis*	5
Qualea paraensis	12	*Iryanthera elliptica*	4
Hevea nitida	11	*Macrolobium gracile*	4
Mezilaurus itauba	11	*Oenocarpus bacaba*	4
Iryanthera ulei	10	*Tetragastris panamensis*	4
Virola multinervia	10	*Bocageopsis multiflora*	3
Manilkara bidentata	9	*Eschweilera parvifolia*	3
Superficies aluviales de ríos de aguas oscuras		Todas	
Especie	Abundancia	Especie	Abundancia
Oenocarpus bataua	52	*Clathrotropis macrocarpa*	125
Clathrotropis macrocarpa	34	*Oenocarpus bataua*	120
Eschweilera parvifolia	24	*Eschweilera punctata*	49
Eschweilera tessmannii	22	*Eschweilera tessmannii*	46
Virola elongata	15	*Virola elongata*	37
Eschweilera coriacea	13	*Eschweilera parvifolia*	35
Hevea sp.	10	*Senefeldera* sp.	33
Senefeldera sp.	10	*Eschweilera bracteosa*	32
Tachigali paniculata	10	*Eschweilera chartaceifoliai*	30
Eschweilera chartaceifolia	9	*Hevea* sp.	30
Euterpe precatoria	9	*Eschweilera coriacea*	29
Mauritiella aculeata	8	*Tachigali paniculata*	27
Virola calophylla	8	*Micropholis guyanensis*	23
Virola pavonis	8	*Virola pavonis*	20
Brosimun guianense	7	*Aspidosperma excelsum*	19
Virola sebifera	7	*Hevea nitida*	19
Iryanthera tricornis	6	*Osteophloeum platyspermum*	18
Licania apetala	6	*Licania apetala*	17
Micrandra spruceana	6	*Iryanthera ulei*	15
Micropholis guyanensis	6	*Iryanthera elliptica*	14

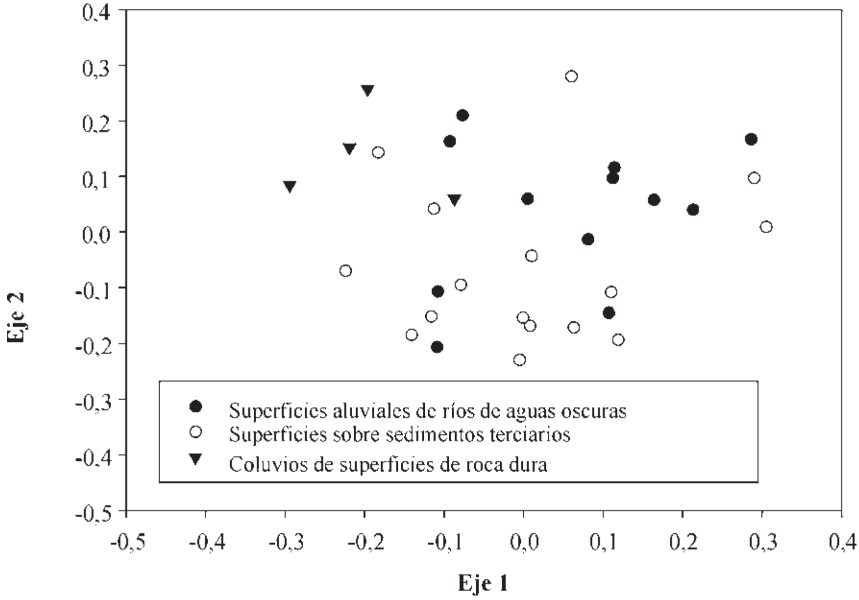

Figura 3. Caracterización florística de los bosques de tierra firme (DAP ≥ 10 cm) según el análisis de coordenadas polares.

la alta diversidad arbórea (Ter Steege *et al.* 2000). Valores entre 55 a 60 especies en 0.1 ha para especies del dosel (DAP ≥ 10 cm), son similares a los encontrados en el medio Caquetá (Duivenvoorden & Lips 1998, Duque *et al.* 2001) y comparables con lo señalado en las primeras 0.1 ha en las parcelas de Mishana y Yanamono (Gentry 1988b). El valor en la diversidad (número de especies/número de individuos) de 0.94, implica casi una especie diferente por cada individuo colectado en 0.1 ha. Valores similares (aproximadamente 0.8) han sido encontrados en parcelas de área similar (0.1 ha) en el medio Caquetá (Duque *et al.* 2001). Estos resultados confirman que la alta diversidad alfa en tierra firme cuando se consideran especies del dosel, es una característica general de la Amazonia noroccidental (Valencia *et al.* 1994, Clinebell *et al.* 1995, Duivenvoorden & Lips 1998), e incluso de la Amazonía central (Ter Steege *et al.* 2000).

Variabilidad estructural dentro de tierra firme. La estructura de los bosques en este estudio no depende de la variabilidad fisiográfica. La mezcla de levantamientos sobre las diferentes unidades fisiográficas en los tres tipos estructurales, es una clara muestra de ello. Es posible hacer una excepción a la anterior conclusión, en los dos levantamientos más cercanos a las mesas de areniscas del Yarí que caracterizan los bosques bajos (tipo estructural I). En este caso, donde el material parental es bastante superficial, las limitaciones en crecimiento si son una causa de las condiciones del medio (Duivenvoorden & Lips 1993). El levantamiento sobre tierra firme que se encuentra haciendo parte de este tipo estructural, tenía una fisionomía bastante similar a la encontrada en los levantamientos sobre arenas blancas, pero sin una muy clara explicación por el tipo de suelo. En algunas de las parcelas, la variabilidad estructural podría estar asociada a la alta dinámica e inestabilidad natural de las terrazas aluviales y superficies disectadas en el área de estudio (Etter & Botero 1990, Botero *et al.* 1999), que promueve la formación natural de claros y genera un mosaico de diferentes estados sucesionales dentro de una misma matriz de bosque (Conell 1978, Denslow 1987).

Tierra firme bien drenada: un mismo tipo de bosque. La composición florística de las diferentes parcelas y unidades fisiográficas, están fuertemente relacionadas entre sí (Fig. 3). Sin embargo, los coluvios de areniscas (formaciones de roca dura) tuvieron las principales diferencias florísticas con respecto a las otras dos unidades fisiográficas. Los levantamientos sobre superficies terciarias y superficies derivadas de ríos de aguas negras fueron entre sí, similares florísticamente. Estos resultados, coinciden con la idea de que la especialización edáfica de las especies del dosel (DAP ≥ 10 cm) en unidades fisiográficas no inundables con suelos bien drenados en la Amazonía colombiana, es muy baja (Duivenvoorden 1995, Duivenvoorden & Lips 1998, Duque *et al.* 2002).

Las tres unidades fisiográficas presentan como especies dominantes la palma mil pesos (*Oenocarpus bataua*) y *Clathrotropis macrocarpa*. Estas especies son reconocidas generalistas de tierra firme en el norte de la Amazonía colombiana (Cárdenas *et al.* 1997, Duivenvoorden & Lips 1993, Duque *et al.* 2001). El alto número de especies abundantes que son comunes en las superficies terciarias y en las terrazas aluviales de ríos de aguas oscuras, es una clara evidencia de la alta homogeneidad florística en las áreas no inundables con suelos bien drenados. Resultados similares fueron encontrados cuando se comparó la abundancia y la composición de especies arbóreas en tierra firme entre Yasuní y Manú (Pitman *et al.* 2001), respecto a la dominancia generalizada en amplias áreas geográficas de unas pocas especies. Aún así, existe una gran diferencia en términos florísticos con los resultados de este estudio. La especie más abundante en ambos bosques de tierra firme en Yasuní y Manú fue la palma *Iriartea deltoidea*, la cual no aparece como especie abundante en ninguna de las unidades consideradas en este estudio. Esta misma especie tiene una distribución generalmente restringida a las áreas de planos inundables en el medio Caquetá (A. Duque, observación personal) y en cercanías de Iquitos (J. Voormisto com. pers.). Además, si se comparan las especies comunes más abundantes entre las dos regiones geográficas estudiadas por Pitman *et al.* (2001) y las 20 especies más abundantes mencionadas en este estudio, sólo *Oenocarpus bataua* aparece como especie en común entre las tres regiones geográficas.

Los resultados de este estudio muestran que existe una gran diferencia en cuanto a tipos de bosque respecto a su composición florística, entre los bosques del piedemonte amázonico en Ecuador y Perú, y los bosques del noroccidente de la Amazonía colombiana. Las tres regiones presentan diferencias en cuanto a la precipitación y a sus caracerísticas geológicas y pedológicas (Lips & Duivenvoorden 2001, Pitman *et al.* 1999). En términos de la estacionalidad y cantidad de lluvia, Yasuní es mas parecido al área de Chiribiquete; en cuanto a la geología y los suelos, en el área de este estudio predominan materiales parentales terciarios con una mayor influencia del Escudo Guayanés (Precámbrico), dando origen a unos suelos relativamente más pobres en cuanto a su contenido total de minerales (Lips & Duivenvoorden 2001). Aún así, la similitud florística en el piedemonte andino es mayor, lo cual supone un antecedente biogeográfico e histórico mucho más afin entre Yasuní y Manú. Aunque es fundamental estudiar más a fondo los factores evolutivos y los procesos de disturbio para comprender mejor los patrones de distribución de las especies vegetales en las distintas regiones biogeográficas en el neotrópico, parece evidente la existencia de un gradiente ambiental este-oeste bastante fuerte controlando la composición florística a grandes escalas y los patrones de diversidad regional o diversidad beta al interior de la cuenca amazónica (Terborgh & Andresen 1998, Ter Steege *et al.* 2000).

AGRADECIMIENTOS

Los autores desean agradecer al instituto SINCHI y en particular al personal del herbario Amazónico. A nuestros guías de campo y compañeros de ORAM. A todos los especialistas de los herbarios nacionales (COL y COAH) e internacionales (MO y NY) que colaboraron con la revisión del material botánico. A Ana María Gómez y Luis Eduardo Mejía por la colaboración con la diagramación del área de estudio. Joost Duivenvoorden, Jaana Voormisto y dos revisores anónimos hicieron valiosas sugerencias y comentarios al manuscrito, los cuales contribuyeron a mejorar la calidad del mismo.

LITERATURA CITADA

Balslev, H., J. Luteyn, B. ∅llgard, & L.B. Holm-Nielsen. 1987. Composition and structure of adjacent unflooded and floodplain forest in Amazonian Ecuador. Opera Botanica 92: 37-57.

Botero, P.J. (ED). 1999. Paisajes fisiográficos de Orinoquia y Amazonia (ORAM) Colombia. Instituto Geografico Agustin Codazzi (IGAC). Bogotá D.C.

Botero, P.J., B. Jiménez, J.M. Herrera, C. Torres, N. Rodríguez, A. Duque & Y. Mendoza. 1999. Análisis fisiográfico sobre la inestabilidad de los paisajes en Orinoquia-Amazonía colombiana ORAM. Perspectiva Geográfica 1: 115-137. IGAC, Bogotá.

Burnham, R.J. 2002a. Dominance, diversity and distribution of lianas in Yasuní, Ecuador: who is on top?. Journal of Tropical Ecology 18: 845-864.

Burnham, R.J. 2002b. Climbers of Yasuní National Park, Ecuador and their importance in tropical forests. Pp. 181-207. En: A. Freire-Fierro & D.A. Neill (Eds). La Botánica del nuevo milenio, Memorias del III Congreso Ecuatoriano de Botánica. Publicaciones de la Fundación Ecuatoriana para la Investigación y el desarrollo de la Botánica FUNBOTANICA 4. Quito.

Clark, D.B., D.A. Clark & J.M. Read. 1998. Edaphic variation and the mesoscale distribution of tree species in a neotropical rain forest. Journal of Ecology. 86: 101-112.

Cárdenas, D., D. Giraldo-Cañas, & C. Arias. 1997. Vegetación. En: P.J. Botero. Pp. 183-228. (Ed.). Zonificación ambiental para el plan modelo Colombo-Brasilero (Eje Apaporis-Tabatinga: PAT).IGAC. Santafé de Bogotá.

Clinebell Ii, R.R., O.L. Phillips, A.H. Gentry, N. Stark & H. Zuring. 1995. Prediction of neotropical tree and liana species richness from soil and climatic data. Biodiversity and Conservation 4: 56-90.

Condit , R., N. Pitman, E. Leigh, J. Chave, J. Terborgh, R. Foster, P. Núñez, S. Aguilar, R. Valencia, G. Villa, H. Muller-Landau, E. Losos & S. Hubbell. 2002. Beta-Diversity in tropical forest trees. Science 295: 666-669.

Conell, J.H. 1978. Diversity In Tropical Rain Forests And Coral Reefs. Science. 199: 1302-1310.

Cortés-B, R., P. Franco-R & J.O. Rangel-Ch. 1998. La flora vascular de la Sierra de Chiribiquete, Colombia. Caldasia 20 (2): 103-141.

Cronquist, A. 1981. An integrated system of classification of flowering plants. Columbia University press, Nueva York.

Denslow, J.S. 1987. Tropical rain forests gaps and tree species diversity. Annual Review in Ecology and Systematics. 18, 431-451.

Duivenvoorden, J.F. 1994. Vascular plant species counts in the rain forests of the middle Caqueta área, Colombian Amazonía. Biodiversity and Conservation 3: 685-715.

DUIVENVOORDEN, J.F. 1995. Tree species composition and rain forest-environment relationships in the middle Caquetá area, Colombia, NW Amazonía. Vegetatio 120: 91-113.

DUIVENVOORDEN, J.F. 1996. Patterns of tree species richness in rain forests of the middle Caquetá area, Colombia, NW Amazonia. Biotropica 28(2):142-158.

DUIVENVOORDEN J.F. & J.M. LIPS. 1993. Ecología del paisaje del Medio Caquetá. Memoria explicativa de los mapas. Bogotá D.C.

DUIVENVOORDEN J.F. & J.M. LIPS. 1998. Mesoscales patterns of the tree species diversity in Colombian Amazonía. Pp. 539-554. En: F. Dallmeier and J.A. Cominsky (eds). Forest biodiversity in North, Central and South American and the Caribbean: Research and Monitoring. Camforth, Lancashire, UNESCO and the Parthenon Publishing Group.

DUIVENVOORDEN J.F. , J-C. SVENNING & J. WRIGHT. 2002. Beta diversity in tropical forests. Science 295:636-637.

DUQUE, A., M. SÁNCHEZ, J. CAVELIER, J. DUIVENVOORDEN, P. MIRAÑA, J. MIRAÑA & A. MATAPÍ. 2001. Relación bosque-ambiente en el Medio Caquetá, Amazonía Colombiana. Pp. 99-130. En: J.F. Duivenvoorden, H. Balslev, J. Cavelier, C. Grández, H. Tuomisto & R. Valencia. (Eds). Evaluación de recursos vegetales no maderables en la Amazonía noroccidental. IBED, Universiteit van Amsterdam, Amsterdam.

DUQUE, A., M. SÁNCHEZ, J. CAVELIER & J. DUIVENVOORDEN. 2002. Differential floristic patterns among understory and canopy woody plants in Colombian Amazonia. Journal of Tropical Ecology 18:499-525.

ESTRADA, J. & J. FUERTES. 1993. Estudios Botánicos en la Guayana colombiana, IV. Notas sobre la vegetación y la flora de la Sierra de Chiribiquete. Revista Acad. Colomb. Cienc. 18 (71):483-497.

ETTER, A. & P.J. BOTERO. 1990. Efectos de procesos climáticos y geomorfológicos en la dinámica del bosque húmedo tropical de la Amazonía colombiana. Colombia Amazónica 4: 7-21.

GENTRY, A.H. 1988a Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. Annals of Missouri Botanical Garden 75: 1-34.

GENTRY, A.H. 1988b. Tree species richness of upper Amazonian forests. Proceedings of the National Academy of Science USA. 85: 156-159.

GENTRY, A. & R. ORTIZ. 1993. Patrones de composición florística en la Amazonía peruana. Pp. 155-166. En: R. Kalliola, M. Puhakka, and W. Danjoy. Amazonía peruana: vegetación húmeda en el llano subandino. Proyecto Amazonia, Universidad de Turku (PAUT) y Oficina Nacional de Evaluación de Recursos Naturales (ONERN), Jyvaskyla.

HUBBELL, S.P. 2001. The unified neutral theory of biodiversity and biogeography. Princeton University Press. Princeton and Oxford.

HUBBELL, S.P. & R.B. FOSTER. 1986. Biology, chance and history and the structure of tropical rain forest tree communities. Págs. 314-329. En: J.M. Diamond & T.J. Case (Eds). Community Ecology. Harper and Row, Nueva York.

JIMÉNEZ, B. & P.J. BOTERO. 1999. Geología y características geomorfopedológicas de las unidades fisiográficas. Pp. 102-205. En: P.J. Botero (Ed). Paisajes fisiográficos de Orinoquia-Amazonía (ORAM) Colombia. Instituto Geográfico Agustín Codazzi. Bogotá D.C.

LEGENDRE, P. & L. LEGENDRE. 1998. Numerical Ecology. Second edition. Elsevier, Amsterdam.

LIPS, H. & J.F. DUIVENVOORDEN. 2001. Caracterización ambiental. En: J.F. Duivenvoorden, H. Balslev, J. Cavelier, C. Grández, H. Tuomisto & R. Valencia. Pp. 19-62. (Eds). Evaluación de recursos vegetales no maderables en la Amazonía noroccidental. IBED, Universiteit van Amsterdam, Amsterdam.

Oliveira, A. A. de. 1997 Diversidade, estrutura e dinámica do componente arbóreo de uma floresta de terra firme de Manaus, Amazonas. Ph. D. dissertation, Universidade de São Paulo.

Peñuela, C & P. Von Hildebrand. 1999. Parque Nacional Natural Chiribiquete. Fundación Puerto Rastrojo. Bogotá D.C.

Phillips, O.L., P. Hall, A.H. Gentry, S.A. Sawyer & R. Vásquez. 1994. Dynamics and species richness of tropical rain forests. Proceedings of the National Academy of Science USA. 91:2805-2809.

Pitman, N. C. A., J. Terborgh, M.R. Silman & P. Núñez. 1999. Tree species distributions in an upper Amazonian forest. Ecology. 80(8): 2651-61

Pitman N.C.A., J. Terborgh , M.R. Silman, P. Núñez, D.A. Neill, C.E. Cerón, W.A. Palacios & M. Aulestia. 2001. Dominance and distribution of tree species in upper Amazonian tierra firme forests. Ecology 82(8): 2101-2117.

Podani, J. 1994. Multivariate data analysis in ecology and systematics. A methodological guide to the SYN-TAX 5.0 package. SPB Academic Publishing. The Hague, Netherlands.

Rangel-Ch., J.O. 1995. Colombia diversidad biótica I. Universidad Nacional de Colombia-INDERENA. Instituto de Ciencias Naturales. Bogotá D.C.

Ricklefs, R.E. & D. Schluter. 1993. Species diversity: regional and historical influences. En: R.E. Ricklefs & D. Schluter (Eds). Species diversity in ecological communities. Pp 350-363. The University of Chicago Press, Chicago.

Schultes, R. E. 1944. Plantae Colombianae, IX. Caldasia 3(12):121-130.

Svenning, J-C. 2000. Small canopy gaps influence plant distributions in the rain forest understorey. Biotropica 32:252-261.

Ter Steege, H., D. Sabatier, H. Castellanos, T. Van Andel, J. Duivenvoorden, A. De Oliveira, R. Ek, R. Lilwah, P. Maas, & S. Mori. 2000. An analysis of the floristic composition and diversity of Amazonian forest including those of the Guiana Shield. Journal of Tropical Ecology 16: 801-828.

Terborgh, J. And E. Andresen. 1998. The composition of Amazonian forests: patterns at local and regional scales. Journal of Tropical Ecology 14: 645-64.

Tuomisto, H, K. Ruokolainen, R. Kalliola, A. Linna, W. Danjoy & Z. Rodríguez. 1995. Dissecting Amazonian Biodiversity. Science 269: 63-66.

Urrego, L.E. 1997.Los bosques inundables del Medio Caqueta: caracterización y sucesión. Tropenbos-Colombia. Bogota D.C.

Valencia, R., H. Balslev & G. Paz Y Miño. 1994. High alpha-diversity in Amazonian Ecuador. Biodiversity and Conservation 3: 21-28.

Recibido: 17/07/2001
Aceptado: 15/12/2002